Vestnik zoologii, **35**(4): 3–16, 2001

УДК 595.752.2

ФИЛОГЕНЕЗ И СИСТЕМА ТЛЕЙ СЕМЕЙСТВА LACHNIDAE (APHIDOIDEA, HOMOPTERA) С УЧЕТОМ ДАННЫХ О КАРИОТИПАХ

В. А. Мамонтова

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

Получено 24 октября 2000

Филогенез и система тлей семейства Lachnidae (Aphidoidea, Homoptera) с учетом данных о кариотипах. Мамонтова В. А. — Продолжена полемика с афидологами мира в связи с существенными расхождениями в понимании эволюции, филогенеза и системы тлей семейства Lachnidae. В полемике использованы многочисленные новые публикации, а также проанализированы литературные данные по кариотипам почти 60 видов тлей этого семейства, во многом подтверждающие уже высказанные соображения, а также освещают некоторые новые аспекты затронутой проблемы.

Ключевые слова: филогенез, кариотипы, Lachnidae, система, таксономия, кладистика.

Phylogenesis and System of the Aphids of the Family Lachnidae (Aphidoidea, Homoptera) with Taking into Account the Data Concerning Caryotypes. Mamontova V. A. — Discussion with the world aphidologists is continued because of the essential dissonance concernin the interpretation of the evolution, phylogenesis and system of the aphids of the family Lachnidae. In polemics are used the numerous recent publications as well as analysis of caryotype meanings prepared on the base of the literature data including near 60 species of the mentioned family. The original conclusions containing in this paper are rather well argumented and also some new aspects of the discussed problem are elucidated.

Key words: phylogenesis, caryotypes, Lachnidae, system, taxonomy, cladistic.

В настоящей статье продолжена полемика, начатая автором (Мамонтова, 1972; 1980) с афидологами мира в связи с существенными расхождениями в понимании филогенеза и системы тлей семейства Lachnidae. В указанных выше публикациях филогенез и система этой группы представлены во многом отлично от изложенных до того (Шапошников, 1964; Mackauer, 1965; Heie, 1967; Hille Ris Lambers, 1967, цит. по Heie, 1967). Данные, полученные почти для 60 видов этого семейства по кариологии (Blackman, 1990), во многом подтверждают уже высказанные соображения и, кроме того, освещают некоторые новые аспекты затронутой проблемы.

Фактические данные из литературных источников по кариотипам Lachnidae, вошедшие в таблицу, предоставлены автору доктором В. Г. Кузнецовой (Зоологический Институт РАН, г. С.-Петербург) и доктором А. Марыанской-Надаховской (Институт систематики и эволюции Польской Академии Наук, г. Краков). Кроме того, свои соображения о кариотипах рода *Tuberolachnus* Mordvilko сообщил в письме автору статьи доктор Р. Блэкмэн (Blackman, The Natural History Muzeum, London). Выражаю этим ученым свою глубочайшую признательность.

Самое примитивное реликтовое семейство ляхнид весьма своеобразно. Однако в связи с отсутствием ископаемых остатков ранее неогена (они известны пока только из миоцена), казалось бы, несомненные примитивность и древность семейства отрицались: вышеупомянутые авторы считают примитивность группы результатом редукции, упрощения организации, полностью игнорируя закон необратимости эволюции (Dollo, 1895; Шмальгаузен, 1968), согласно которому возвращение к первичной простоте при редукции органа или какой-либо особенности организации — явление невозможное в живой природе. Редукция не может привести к первичному состоянию. Возникает качественно новое образование иного уровня.

Вторичной предполагается и связь ляхнид с хвойными, на чем О. Хейе (Heie) настаивает до сих пор: «Богатство видов, относящихся к Cinarinae, на хвойных имеет, вероятно, довольно современное происхождение» (Heie, 1995: 106). Этого же мнения придерживается и А. Чилок (Czylok, 1990), причем авторы не сообщают, какое время имеется в виду. Судя по схеме филогенетического древа тлей, представленной О. Хейе (Heie, 1967), ляхниды произошли от самого молодого, эволюционно продвинутого семейства Aphididae, и как уверяют авторы, путем почти тотальной редукции. По всей ви-

димости, все происходило как раз наоборот: от общего с ляхнидами предка путем перехода на ивовые (Salicales) отчленилось очень близкое к ляхнидам семейство Pterocommatidae, а с ним связано и происхождение семейства Aphididae (Мамонтова, 1999). Семейство ляхнид сформировалось, видимо, не позднее конца раннего мела, в результате мелового биоценотического кризиса, при бурной смене мезофитной флоры кайнофитной, подобно многим другим, даже более молодым, чем тли (предки которых Archescytinidae известны из перми) семействам насекомых (Жерихин, 1978; Расницын, 1988). И ляхнид в настоящее время вполне можно назвать, по терминологии Родендорфа (1959), филогенетическими реликтами.

Вторичное освоение хвойных представителями семейства Aphididae действительно имело место, видимо, в конце мела или в начале палеогена, т. е. в то время, когда это семейство уже почти полностью сформировалось: на елях (*Picea* spp.) живут представители рода *Elatobium* Mordvilko из семейства Aphididae. Однако вторичный, что несомненно, переход предков этого рода с какого-то примитивного цветкового растения на хвойные, отнюдь не сопровождался редукцией его морфологических образований. Он почти не отличается от безусловно родственного ему рода *Liosomaphis* Walker с барбариса. По системе Г. Х. Шапошникова (1964), *Elatobium* является даже подродом рода *Liosomaphis*. Таким образом природа как бы поставила весьма показательный эксперимент в пользу приведенных ранее доказательств (Мамонтова, 1972, 1980) первичной простоты морфологических образований и первичной связи с хвойными ляхнид. Их редкая примитивность может очень просто объясняться тем, что предки ляхнид и птерокомматид, в отличие от предков других семейств тлей, изначально обитали на тех исчезнувших хвойных, которые дали начало современным Pinidae. Таковыми считаются Voltziales, родственные кордаитовым (Cordaitales) (по схеме: Cordaitales→Voltziales→Pinales). «По древности хвойные превосходят все ныне живущие группы семенных растений... особенно сосновые (Pinaceae), известные с поздней перми» (Тахтаджан, 1978: 318). Не удивительно, что на древних растениях (а сосна известна, например, с юры) могли сохраниться и древние примитивного строения роды тлей. Поэтому ляхниды не претерпели в мезозое столь серьезные эволюционные преобразования, как другие семейства тлей, перешедшие на представителей современной флоры, видимо, с каких-то далеких от предков Pinidae растений, что всегда связано с араморфозом. Скорее всего это были какие-то другие голосеменные растения, процветавшие в мезозое, на которых эти тли и приобрели многие продвинутые, столь резко отличающие их от ляхнид, особенности строения.

В последние годы система ляхнид строится, кроме того (Czylok, 1990; Wojciechowski, 1992 и др.), на основании филогенетической систематики В. Геннига (Hennig, 1966). Поскольку кладистика исходит из концепции равномерной эволюции и «канонизирует филогенез до уровня кладограммы», на ее основании создаются искусственные системы. Не приемля кладистику, подобно многим коллегам энтомологам (см., например, «Принципы...», 1989), автор данной статьи при выяснении эволюции ляхнид использовал основные принципы современной эволюционной систематики, направление морфобиологической филогенетики, рассматривающей филогенез как морфобиологический прогресс (ароморфоз, идиоадаптиции, ценогенез и морфофизиологический регресс (Северцов, 1949), а также, в зависимости от того или иного направления этого прогресса — как результат преобразующего (при ароморфозе) или стабилизирующего (при сохранении постоянных условий) отбора (Шмальгаузен, 1968), что прекрасно объясняет эволюционные процессы не только животного, но, судя по работам А. Тахтаджана (1966, 1978, 1980), также и растительного мира. От этого направления филогенетическая систематика В. Геннига весьма существенно отличается также еще и признанием обязательного равенства таксономического ранга «сестринских групп», т. е. отрицанием того, что потомки одного предка могут быть в систематическом ранге неравноценными, чем и грешит, например, система А. Чилока (Czylok, 1990).

Как известно, в результате стабилизирующего отбора, несмотря на фенотипическое сходство, представители различных популяций вида, особенно у персистентных форм, к которым, по всей видимости, относятся и ляхниды, в генетическом отношении могут быть не только сходны по кариотипам (что подтверждает родство), но и существенно отличаться (что не обязательно опровергает родство), образуются виды-двойники. Такие sibling species выявлены кариологически и у ляхнид, например у *Cinarella pilosa* Zetterstedt, у которой 2n=8, 10, 11, 14 (Blackman, 1990) (табл. 1).

Таблица 1. Хромосомные числа тлей семейства Lachnidae (Homoptera, Aphidoidea)

Table 1. Chromosome numbers of aphids of the family Lachnidae (Homoptera, Aphidoidea)

Группа и вид	Число хромосом (2n)	Место сбора и кормовое растение	Ссылка на источник	Примечание
1	2	3	4	5
Семейство LACHNIDAE				
Подсемейство CINARINAE				
Cinara atrotibialis David & Rajasingh	10	Индия, *Pinus longifolia*	Khuda-Bukhsh & Kar, 1989	
	22		Das et al., 1985	
C. bragii (Gillette), возможно, синоним *C. glehna* (Essig)	10	Канада	Sun & Robinson, 1966; Robinson & Chen, 1969	
C. cembrae (Seitner)	10	Новосибирск	Рукавишников, 1974; 1979	
C. coloradensis (Gillette)	10	Канада	Robinson & Chen, 1969	
C. cuneomaculata (del Guercio)	10	Япония	Shinji, 1927; 1931; 1941 как *Lachnus laricicolus* Matsumura, *Dilachnus laricis* (Walker)	
	10	Новосибирск, *Larix sibirica*	Рукавишников, 1972, 1974 как *Cinara boerneri* Hille Ris Lambers	
C. fornacula Hottes	10	Канада	Robinson & Chen, 1969	
C. kochiana (Börner)	10	Великобритания	Blackman, 1980	
C. laricifex (Fitch)	10	Канада	Robinson & Chen, 1969	
C. maculipes Hille Ris Lambers	12	Индия, *Pinus* sp.	Kurl & Chauhan, 1985	Авторы друг на друга не ссылаются, причины различий неясны.
	10	Индия, *Pinus* sp.	Das et al., 1985	
C. matsumurana Hille Ris Lambers	10	Япония, *Abies homolepis*	Blackman, 1986	
C. nuda (Mordvilko)	10	Новосибирск, *Pinus silvestris*	Рукавишников, 1972; 1979	
C. pini (Linnaeus)	10	Новосибирск, *Pinus silvestris*	Рукавишников, 1972; 1974; 1979	
	10	Новосибирск, *Pinus silvestris*	Рукавишников, 1972. Неправильно определена как *C. hyperophila* (Koch) (Мамонтова, 1991)	
	10	Западная Европа	Blackman, 1986	
C. pinidensiflorae (Essig & Kuwana)	22	Япония	Shinji, 1931 как *Dilachnus*	
C. piniformosana (Takahashi)	10	Япония, *Pinus* sp.	Blackman, 1986	
C. ponderosae (Williams)	10	США	Blackman, 1980	
Cinarella maritimae (Dufour)	16		Blackman, 1990 как *Cinara*	
C. pilosa (Zetterstedt)	8, 10, 11, 14	Великобритания	Blackman, 1990 как *Cinara*	Разные хромосомные числа в разных популяциях указывают, что, возможно, имеются sibling-species (Blackman, 1990).
	10	Канада	Sun & Robinson, 1966 как *Cinara*	
	14	Россия	Рукавишников, 1979 как *Cinara*	
C. pinea (Mordvilko)	10	Канада	Sun & Robinson, 1966 как *Cinara*	
	10	Канада	Robinson & Chen, 1969 как *Cinara*	
	14	Новосибирск, *Pinus silvestris*	Рукавишников, 1972; 1974; 1979 как *Cinara*	
	10		Blackman, личное сообщение, как *Cinara*	
C. pergandei (Wilson)	14		Blackman, 1990 как *Cinara*	

Таблица 1. (Продолжение)

1	2	3	4	5
Cinaropsis pilicornis (Hartig)	14	Новосибирск, *Picea obovata*	Рукавишников, 1972; 1979 как *Cinara*	
	10	Великобритания, Новая Зеландия	Blackman, 1990 как *Cinara*	
C. piceicola (Cholodkovsky)	8		Blackman, 1990 как *Cinara*	
Cupressobium fresai (Blanchard)	12	Великобритания	Blackman, 1980 как *Cinara*	Облигатно-партеногенетический вид, у единственной изученной самки 2n=13 из-за предполагаемой диссоциации одной из хромосом в наборе с 2n=12.
C. juniperi (de Geer)	12	Великобритания, *Juniperus*	Blackman, 1980 как *Cinara*	
C. tujafilina (del Guercio)	12	США, Иран	Blackman, 1980 как *Cinara*	
	12	*Thuja*	Khuda-Bukhsh & Basu, 1987 как *Cinara*	
	12	*Thuja orientalis*	Das et al., 1985 как *Cinara*	
Todolachnus confinis (Koch)	12	Новосибирск	Рукавишников, 1974 как *Todolachnus picea* (Panzer)	
	12	Новосибирск	Рукавишников, 1974 личинка 4-го возраста *T. confines* определена неверно как *Buchneria pectinata* (Nördlinger) (Мамонтова, 1991)	
T. confinis subsp. tenuipes (Chakrabarti & Ghosh)	12	Индия, *Juniperus communis*	Pal & Khuda-Bukhsh, 1982 как подвид *Cinara. abieticola* (Cholodkovsky)	Возможно вид определен неправильно, т. к. *T. confinis* subsp. *tenuipes* описан с пихты (*Abies* sp.)
Schizolachnus pineti (Fabricius)	18	Новосибирск, *Pinus silvestris*	Рукавишников, 1972	
	10		Blackman, частное сообщение	
Essigella californica (Essig)	8	США	Blackman, 1980	
Eulachnus agilis (Kaltenbach)	8	Великобритания, Швеция	Blackman, 1980	
	8	Новосибирск	Рукавишников, 1979	
E. brevipilosus Börner	30	Великобритания	Blackman, 1980	
E. piniformosanus Takahashi	14		Makino, 1956	
E. rileyi (Williams)	8	Великобритания, Иран	Blackman, 1980	
E. tunbergii (Wilson)	8	Индия, *Pinus longifolia*	Khuda-Bukhsh et Kar, 1990	
Tuberolachnus salignus (Gmelin)	8	Северная Америка	Morgan, 1909 как *Lachnus dentatus* (Le Baron)	
	8	Япония, *Salix*	Shinji, 1927; 1931 как *Pterochlorus viminalis* (Boyer de Fonscolombe)	
	20	Индия, Иран, Япония, Великобритания, *Salix ?bakko*	Blackman, 1986; 1990	
	8		Makino, 1956 как *T. viminalis* (Boyer de Fonscolombe)	

Таблица 1. (Продолжение)

1	2	3	4	5
	14	Индия, *Pinus cassia*	Raychaudhuri, Das, 1987	Blackman, считает, что, возможно, вид определен неверно, на соснах живут тли рода *Cinara* (в данной статье *Cinarella*) с кариотипами 2n=14 (Blackman, pers. com.)
	22	Индия, *Salix babilonica*	Raychaudhuri, Das, 1987	
Подсемейство LACHNINAE				
Lachnus iliciphilus (del Guercio)	8	Германия	Blackman, 1990	
L. roboris group (23 сбора)	7?	Германия, *Quercus robur* (2 сбора)	Blackman, 1990	*Lachnus roboris* group, требуется дальнейшее изучение для выяснения причин кариотипического разнообразия, нет связи между кариотипом и растением-хозяином (Blackman, 1990).
	8 (7+1B)	Чехословакия, *Q. cerris;* Германия, *Q. robur*		
	9(7+2B)	Чехословакия, Дания, Польша, *Q. robur*		
	10	Португалия, ?Великобритания, *Castanea sativa*; Великобритания, *Q. robur*		
	11 (10+1B)	Щвеция (1), Великобритания (4), *Q. robur*		
	12?	Португалия, *Q. borealis*		
	14	Великобритания, *Castanea sativa*, *Q. robur*		
	15 (13+2B?)	Португалия, *Q. pyrenaica, Q. suber*		
	16	Португалия, *Q. ilex*		
	17?	Португалия, *Q. ilex*		
L. similis (van der Goot)	12	Индия, *Dalbergia sisso*	Kulkarni & Kacker, 1981 (*Cinara similis*?)	
L. tropicalis (van der Goot)	10	Япония	Shinji, 1927; 1941 как *Pterochlorus tropicalis* van der Goot	По-видимому, 2n=10. Sinji, 1927 сообщил 2n=10, в 1931 — 2n=16, но в 1941 вернулся к первоначальному мнению.
	16	Япония	Shinji, 1931 как *P. tropicalis*	
	14	Япония, *Castanea sativa*	Muramoto, 1987	Имеется полиморфизм по числу хромосом, вызванный предположительно наличием симбионтов (Muramoto, 1987).
Maculolachnus sijpkensi Hille Ris Lambers	10	Канада	Robinson & Chen, 1969	
M. submacula (Walker)	10	Великобритания	Blackman, 1980; 1990	

Таблица 1. (Продолжение)

1	2	3	4	5
Pterochloroides persicae (Cholodkovsky)	20		Blackman, 1990	
Stomaphis bratislavensis Czylok et Blackman	8	Словакия	Czylok & Blackman, 1991	
S. cupressi (Pintera)	14		Blackman, 1990	
S. japonica Takahashi	10 2n=6+ XXXX	Япония, *Quercus acutissima*	Blackman, 1986 как *S. japonica* Blackman 1990, как *S. japonicus*	Множественные половые хромосомы указывают на то, что исходный кариотип включал 2n=8 (6+XX).
S. quercus (Linnaues)	10		Blackman, 1990	
S. yanonis Takahashi	20 15, 16? XXXX/XX 00 16 ?	Япония	Honda, 1921 как *S. janois* Blackman, 1986 Blackman, 1990	Множественные половые хромосомы указывают на то, что исходный кариотип включал 2n=14 (12+XX).
Подсемейство TRAMINAE				
Protrama flavescens (Koch)	42*	Великобритания	Blackman, 1980	Множественные стройки, точный кариотип не известен/
P. radicis (Kaltenbach)	60*	Великобритания	Blackman, 1980	Множественные стройки, точный кариотип не известен.
P. ranunculi (del Guercio)	36*	Великобритания	Blackman, 1980	Множественные стройки, точный кариотип не известен.
Neotrama caudata (del Guecio)	9*, 11*	Великобритания	Blackman, 1980	Множественные стройки, точный кариотип не известен.
Trama rara Mordvilko	13*	Великобритания	Blackman, 1980	Множественные стройки, точный кариотип не известен.
T. troglodytes van Heyden	14–22	Великобритания	Blackman, 1980; 1990	При широком варьировании числа хромосом всегда имеются 10 эухроматиновых сегмента (кодирующие последовательности ДНК).

* Структурно-гетерозиготный кариотип.

Lachnidae включают около 400 видов, объединяемых разными авторами в 24–30 родов*. Кариотипы изучены у 60 видов, представляющих 16 родов всех 3 подсемейств (табл. 1). Хромосомные числа в семействе варьируют от 2n=8 до очень высоких, в основном, в подсемействе Traminae (до 2n=60). В подсемействах Cinarinae (изучены 34 вида и 9 родов) и Lachninae (изучены 11 видов и 4 рода) числа хромосом у большинства видов невысокие — 2n=8, 10 и 12. Более высокие числа встречаются в некоторых родах у единичных видов, однако всегда наряду с низкими числами или у некоторых морф в жизненном цикле. У Cinarinae большинство изученных видов (15) относится к самому крупному роду *Cinara* Curtis, в котором преобладает 2n=10. Это число хромосом рассматривается как анцестральное для *Cinara* (Blackman, 1990). В 8 других родах, у *Cinarella* Hille Ris Lambers и *Cupressobium* Börner изучено по 4 вида, у остальных — *Cinaropsis* Börner, *Todolachnus* Matsumura, *Essigella* del Guercio, *Eulachnus* del Guercio, *Schizolachnus* и *Tuberolachnus* Mordvilko от 1 до 5 видов. На самом деле, число видов, для которых имеются данные, по-видимому, намного больше во

* Некоторые афидологи снижают ранг отдельных родов до подродового.

всех подсемействах. На это указывает значительное разнообразие выявленных кариотипов у ряда видов этих групп, например в роде *Lachnus* Burmeister.

Система семейства ляхнид также еще не устоялась. Многие авторы (Börner, 1952; Börner, Heinze, 1957; Мамонтова, 1972, 1980; Heie, 1995) делят семейство на 3 подсемейства — Cinarinae, Lachninae и Traminae. Другие авторы снижают эти подсемейства до ранга триб (Шапошников, 1964; Eastop, van Emden, 1972; Remaudiere, 1997), причем, Ж. Ремодьер (Remaudiere), в связи с тем, что все надсемейство Aphidoidea снижено им до ранга семейства Aphididae*. Однако трамин он относит к рангу трибы — равноценному с цинаринами и ляхнинами. Г. Шелегевич (Szelegievicz, 1978) делит ляхнид на 2 подсемейства, включая трамин, в качестве трибы, в подсемейство Lachninae; А. Чилок (Czylok, 1990) пытается это доказать при помощи кладограммы, а Г. Лампель и Р. Бургенер (Lampel, Burgener, 1987) — на основании энзимо-гелевого электрофореза.

Автором настоящей статьи (Мамонтова, 1972, 1980) обоснована своя классификация семейства Lachnidae на основании морфобиологического анализа и предложено для него филогенетическое древо. Семейство разделено на 3 подсемейства — Cinarinae, Lachninae и Traminae.

О кладистике говорилось выше. Интересные опыты Лампеля и Бургенера добавляют важный биохимический признак к характеристике ляхнид, однако авторы включились в дискуссию несколько односторонне, возведя биохимическим анализом энзимы ляхнид в ранг самодовлеющего «единого главного признака», которого якобы достаточно, для построения их системы. Все остальные морфобиологические особенности игнорируются, хотя многие из них являются иногда не менее, а некоторые, например кариотипы, и более важными.

В связи с этим не мешает, видимо, напомнить о порочности приоритета «единого главного признака» в построении системы. Поскольку это уже подробно обсуждалось ранее (Мамонтова, 1972, 1980), добавим лишь постулат А. Н. Северцова: «Никакой филогенез и никакая классификация не могут быть построены на изучении структуры только одного какого-либо признака» (Северцов, 1949: 34). Между тем именно на таком основании Г. Лямпель и Р. Бургенер в категорической форме обосновывают систему ляхнид: «Семейство ляхнид должно быть разделено только на 2 подсемейства (Cinarinae и Lachninae), Tramini образуют трибу Lachninae» (Lampel, Burgener, 1987: 71). Место в системе таксонов более низкого ранга определяется по тому же принципу, например родов *Schizolachnus* и *Eulachnus.*

Между тем подсемейство трамин наиболее существенно отличается от остальных ляхнид, дендрофильных по образу жизни, во-первых, экологически — они живут на корнях преимущественно травянистых растений, да еще и неполноцикло, представляя тем самым в прошлом, внутри уже сформировавшегося семейства особое направление эволюции — переход к миграции на травянистые растения, а затем — утерю первичного хозяина и переход к неполноциклости; это было сопряжено с ароморфозом, что является главным фактором формирования таксона высшего ранга, в данном случае образовалось подсемейство. Во-вторых, с этим непосредственно связана и значительная, по сравнению с другими ляхнидами эволюционная продвинутость трамин в направлении паразитической специализации (термин Г. Х. Шапошникова, 1976): наряду с сохранением некоторых примитивных особенностей, они отличаются набором специфических вторичных признаков двух типов: далеко продвинутых узкоприспособительных и редуцированных, а кроме того, еще и значительной продвинутостью в направлении полиморфизма: только у трамин выделилась уже морфа настоящих бескрылых девственниц без эпикраниального шва на голове и других признаков

* Что на наш взгляд совершенно не оправдано.

крылатости. У остальных ляхнид эта морфа еще примитивно крылатообразна (Мамонтова, 1980; 1999).

Трамины сохранили многие примитивные признаки, общие с ляхнинами, особенно с представителями трибы Stomaphidini, на близком родстве с которыми трамин настаивает, например, А. Чилок (Czylok, 1990), а по энзимному фактору Г. Лампель и Р. Бургенер (Lampel, Burgener, 1987). Это, однако, не выходит за рамки гетеробатмии, обычной при мозаичной эволюции любой группы животных, в том числе и различных групп тлей в различных условиях существования. Во-вторых, уместно еще раз напомнить, что филогенез и система далеко не всегда адекватны: «В случае возникновения в филогенезе каких-либо прогрессивных или специальных черт организации, данная группа животных резко обособляется от предковой и становится представителем совсем иной, новой систематической единицы, то есть нового таксона более высокого ранга. Эта форма вместе со своим предком остается филогенетически единой и в то же время систематически резко обособленной от него» (Родендорф, 1961: 42). И что главное, такая резкая обособленность трамин проявилась уже генетически.

По новейшим данным (Remaudiere, Remaudiere 1997) подсемейство трамин, к сожалению, сниженное авторами до ранга трибы, включает 3 рода: *Eotrama* Hille Ris Lambers, *Protrama* Backer и *Trama* Heyden с подродом *Neotrama* Backer. До этого подсемейство Traminae подразделялось на 2 трибы — Protramini с родом *Protrama* и Tramini с родами *Neotrama* и *Trama*. По кариотипам обе трибы четко разделяются: в роде *Protrama* хромосомные числа очень высокие (2n=36—60), в двух других родах — значительно более низкие (2n=9—22). Сходство по этому признаку между родами *Neotrama* и *Trama* свидетельствует об их несомненной близости.

Кариотипы в роде *Trama* более примитивные, чем в роде *Protrama* и не совпадают с продвинутостью их морфологических признаков. А это свидетельствует, что Protramini нельзя рассматривать в качестве исходной группы в Traminae, как предполагалось ранее (Мамонтова, 1980), так как в этом случае надо признать, что в эволюции подсемейства произошли многочисленные хромосомные слияния. Вместе с тем не вызывает сомнения, что анцестральный в целом кариотип и в Protramini и в Traminae включал невысокое число хромосом. Эти роды развивались независимо и параллельно. Кариологические особенности Traminae также очень своеобразны и согласуются со своеобразием этой группы по другим признакам. У видов *Protrama* часть хромосомного набора гетерохроматинизирована и вплоть до поздней митотической профазы образует массу, напоминающую хромоцентр. У видов *Trama* и *Neotrama* также наблюдается большое количество конститутивного гетерохроматина наряду со структурной гетерозиготностью хромосом (Blackman, 1980, 1990). Кроме того, Р. Блэкмэн (Blackman, 1980, 1990) обнаружил у *Trama troglodites* Heyden внутри- и межпопуляционную изменчивость в числе и размерах хромосом, а также в характере распределения гетерохроматина. Автор не исключает, что под этим названием скрываются несколько самостоятельных видов, питающихся на разных видах сложноцветных. Причем все эти своеобразия трамин не позволяют объединить их с Lachninae, как это делают многие упомянутые выше авторы. Представляется оправданным рассматривать их в качестве таксона, по рангу равного двум другим в Lachnidae.

А морфологически роды *Protrama*, *Neotrama* и *Trama* представляют собой последовательный ряд независимого эволюционного развития в направлении паразитической специализации к подземному образу жизни и симбиозу с муравьями. Наиболее примитивен род *Protrama* с еще хорошо развитыми трубочками, усиками, многофасеточными глазами, с примитивным положением медиальной жилки (M), изогнутым сектором радиуса (RS); слабо развитым полиморфизмом — бескрылые девственницы еще полностью крылатообразны, с эпи-

краниальным швом на голове и бурой склеротизацией сегментов тела на спинной стороне. В то же время кариотипы сильно изменены, видимо путем фрагментации, что, однако, не выходит за рамки обычной гетеробатмии. У *Neotrama* трубочки уже сильно редуцированы; бескрылые девственницы еще с эпикраниальным швом, но уже без поперечных склеротизированых полос на спинной стороне; RS слегка прямее. У *Trama* отсутствуют трубочки, сильно редуцированы глаза до немногих фасеток и щпиц усиков, продвинута к переднему краю M, короткий, почти прямой RS и одновременно наивысшая в семействе продвинутость в сторону полиморфизма: только у них развиваются настоящие бескрылые девственницы. Каждый род как бы остановился на определенном этапе морфологического прогресса. Налицо тот редкий случай, когда филогенез и система оказались адекватными.

Этого, к сожалению, никак не скажешь о системе всего семейства Lachnidae, отображенной в монографии А. Чилока (Czylok, 1990: 40) в виде кладограммы. В ней Tramini в качестве трибы в подсемействе Lachninae фигурируют даже как «сестринская группа со Stomaphidini», а род *Eotrama* — самый примитивный в подсемействе Traminae, описанный как «мост между *Sinolachnus* Hille Ris Lambers (триба Lachnini) и *Protrama* Backer» (Hille Ris Lambers, 1969: 181), в кладограмме А. Чилока в качестве подтрибы Eotramina Czylok составляет «сестринскую группу» с подтрибой Tramina. То есть, его родственные отношения с Lachnini оказались по А. Чилоку весьма далекими.

Это прекрасно иллюстрирует несостоятельность кладограмм в попытках предложить филогенетическое древо любой группы насекомых, поскольку при составлении таковых совершенно не учитываются не только случаи конвергенции, но, главное, такие существенные особенности эволюции, как ее мозаичность (De Beer, 1954) и связанную с этим гетеробатмию (Тахтаджан, 1966), то есть разнокачественность признаков любого таксона. А это значит, что в различных группах, в зависимости от условий жизни, эволюция осуществляется неравномерно и различными темпами, путем изменения в каждом конкретном случае различных категорий признаков. Это и демонстрируют представители всех родов трамин: всем им свойственно различное сочетание примитивных и продвинутых признаков. Например, у морфологически примитивного рода *Protrama* кариотип, наоборот, апоморфный, подвергся, видимо, многократной фрагментации. Еще большая разнокачественность признаков выявляется у так называемых «сестринских групп» системы А. Чилока: Stomaphidini при наличии наиболее прямого, продвинутого RS в крыле и редуцированных самцов, в то же время остались в семействе ляхнид на самом примитивном уровне, а «Tramini»*, сохранив некоторые примитивные признаки от общего со Stomaphidini далекого предка, наиболее эволюционно продвинутые в семействе, в полном соответствии с их экологией. Согласно морфобиологической филогенетике Северцова–Шмальгаузена, потомки одного (безусловно, очень далекого) предка в этом случае в систематическом ранге являются неравноценными.

Поэтому абсурдно объединять в кладограмме семейства Lachnidae (Czylok, 1990), в «сестринской группе» Stomaphidini — Tramini, по синапоморфиям, самых примитивных тлей в семействе с наиболее эволюционно продвинутыми. На уровне триб синапоморфии являются или результатом конвергенции, или эволюционного параллелизма (независимого развития сходных признаков в эволюции иногда далеких в родственном отношении групп организмов, что связано с сохранением ими определенной генетической общности. Это проявляется, например, в законе гомологических рядов Н. И. Вавилова и т. п.). Родство таксонов такого ранга уходит своим началом вглубь веков; это синплезиоморфии.

* По системе А. Чилока.

И группы эти, как показано выше, могут быть совершенно неравноценны таксономически.

Кроме того, определение филогенетического значения морфологических образований многократно поставлено А. Чилоком с ног на голову. Например: большое число волосков на основной части 6-го членика усиков Tramini и Stomaphidini А. Чилок считает «синапоморфией», а трибы на этом основании «сестринской группой». Между тем большое число волосков на теле и усиках свойственно всем более или менее примитивным семействам тлей (Lachnidae, Pterocommatidae, Chaitophoridae, Greenideidae); число волосков последовательно убывает в семействах тлей по мере усиления их эволюционной продвинутости. Например, у Aphididae по сравнеию с Pterocommatidae, с которыми они, безусловно, связаны очень далеким родством. Причем, это отлично прослеживается также на трубочках: по мере их удлинения и формирования в цилиндрические трубочки Aphididae волоски на трубочках этих видов убывают в направлении: Lachnidae→Pterocommatidae→Aphididae. Так что этот признак, несомненно, плезиоморфный, и сходство по этому признаку между Traminae и Stomaphidini «синплезиоморфно», а не «синапоморфно» и уходит вглубь веков к концу раннего мела, когда эти таксоны формировались. Совершенно голословно утверждение о недавней связи ляхдид с хвойными, без всяких, кстати, объяснений, а когда же это произошло? Откуда почерпнуты сведения о молодости ляхнид? Все свидетельствует против этого. Из миоцена уже известны современный род (*Stomaphis* Walker) и даже вид — *Longistigma caryae* (Harris).

И еще один пример: последовательное укорочение шпица у Traminae связано с жизнью в почве, что свойственно представителям и других семейств тлей. Это явление, как и последовательная редукция трубочек до их полного исчезновения в роде *Trama*, филогенетически очень значимо, поскольку показывает степень эволюционной продвинутости в этом направлении родов Traminae. Поэтому род *Neotrama* не мог произойти, как это явствует из системы А. Чилока от *Trama*, гораздо сильнее специализированного, чем *Neotrama*. Могло быть наоборот, а скорее всего все три рода развивались параллельно. В этом отношении система Heie (1995) гораздо больше соответствует действительности.

И, наконец, самое странное: на каком основании группа среднеазиатских видов трамин, особенно с корней Tamarix и Myricaria отнесены А. Чилоком (Czylok, 1990) в род *Eotrama*. На паратипах этих видов, любезно переданных в Институт зоологии НАН Украины (Киев) Нарзикуловым, ни одного характерного для рода *Eotrama* признака нет: второй членик задней лапки бескрылых самок в 2,5–3,5 раза длиннее второго членика средней лапки, глазки на голове и выросты на груди отсутствуют и т. п. (см. рисунки в статье Мамонтовой, 1991 б). На препаратах типичные представители рода *Protrama*, и остается только пожалеть, что неправильная интерпретация родового статуса этих видов (*Protrama bazarovi* Narzikulov, *P. luppovae* Narzikulov, *P. tamaricis* Nevskij), перекочевала из монографии А. Чилока в каталог тлей мира Ремодьера (Remoudiere, 1997). А *Protrama orientalis* Narzikulov относится к роду *Stomaphis* Walker.

Нет пока согласованности и в современных трактовках систематических групп надродового и родового ранга. Практически каждый род ляхнид имеет свои характерные кариотипические характеристики*. В подсемействе Cinarinae описаны кариотипы с 2n=8, 12, 14 и 18 (табл. 1). Еще один кариотип — 2n=22 был описан у *Cinara pinidensiflorae* Essig & Kuwana (Shinji, 1931), однако нет уверенности, что этот вид был правильно идентифицирован (Blackman, 1986). Хромосомные данные дают ценную информацию о систематике рода, что впервые было отмечено Р. Блэкмэном (Blackman, 1990), в отличие от его более ранних

* Что уже продемонстрировано на Traminae.

сомнений по этому поводу (Blackman, 1980). Например, виды рода *Cupressobium* имеют либо 2n=12, либо числа, являющиеся производными от 2n=12. У облигатно партеногенетического вида *C. fresai* Blanchard обнаружен структурно гетерозиготный кариотип с 2n=13, предположительно возникший в результате диссоциации одной из аутосом в исходном наборе с 2n=12 (Blackman, 1980). Для этой группы, представители которой живут на *Juniperus*, *Tuja* и других Juniperaceae, К. Бёрнером (Börner, 1940) был описан самостоятельный род *Cupressobium*, правомочность выделения которого хорошо подтверждается и хромосомными данными. С другой стороны, кариологическое сходство между *C. kochiana* Börner и другими видами рода *Cinara* (кариотипы 2n=10), поддерживает мнение В. А. Мамонтовой (1972, 1980), основанное на сравнении морфологических особенностей, о неправомочности выделения К. Бёрнером (Börner, 1952) этого вида в самостоятельный род *Laricaria* Börner.

Таксономически значимая изменчивость хромосомных чисел выявлена в родах *Cinarella* и *Cinaropsis* (Blackman, 1990). В первом роде тли обычно имеют 2n=10, 14 и 16. У *Cinarella pilosa* Zetterstedt 2n=8, 10, 11, 14 — разные хромосомные числа в разных популяциях, в связи с чем Р. Блэкмэн (Blackman, 1990) считает, что возможно, налицо виды-двойники. У *Cinaropsis piceicola* Cholodkovski 2n=8, а у *C. pilicornis* Hartig, в Новой Зеландии и Великобритании 2n=10, а в Новосибирске 2n=14. У монотипического рода *Todolachnus* из 2 сборов Н. М. Рукавишникова (1974) в Новосибирске 2n=12, причем один из них был неправильно определен как *Buchneria pectinata* Nördlinger, но оказалось, что это личинки 4-го возраста *T. confinis* Koch (Мамонтова, 1991 а). Таким образом, хромосомные данные подтверждают самостоятельность этих родов, а видов, вероятно, больше, чем известно до сих пор.

Роды *Schizolachnus* и, особенно, *Eulachnus* по кариотипам отличаются от *Cinara*. В первом роде с единственным изученным видом *S. pineti* не все ясно, так как разные авторы сообщают для него разные хромосомные числа: 2n=18 (Рукавишников, 1972, 1974, 1979) и 2n=10 (Blackman, частное письмо В. Г. Кузнецовой). Вместе с тем из 5 изученных видов *Eulachnus* нет ни одного с 2n=10. Родственные связи всех 3 родов составляют предмет дискуссий. Различные авторы относят оба рода либо к одной трибе (Schizolachnini: Pašek, 1953 или Eulachnini: Szelegiewicz, 1978), либо к двум разным (Börner, 1952). В. А. Мамонтова (1972, 1980) относит *Schizolachnus* к Cinarini, устанавливая для него подтрибу Schizolachnina, а *Eulachnus* оставляет в трибе Eulachnini, против чего категорически возражают Г. Лампель и Р. Бургенер: «Это мнение не подтверждено энзимным электрофорезом, который явно отделяет *Schizolachnus/Eulachnus* виды от видов *Cinara*» (Lampel, Burgener, 1987, p. 92). Кариотипические данные свидетельствуют в пользу обособленности *Eulachnus* от *Cinara*. Вместе с тем *Schizolachnus*, у которого, по-видимому, 2n=10, кариологически ближе к *Cinara*, чем к *Eulachnus*, что совпадает с мнением В. А. Мамонтовой (1972, 1980). А биохимическое «родство» представителей этих родов объясняется, видимо, немаловажным трофическим фактором, их общим кормовым растением *Pinus* spp. Они иногда обитают на одних и тех же хвоинках (needles). К *Eulachnus* близок викарный североамериканский род *Essigella*. Оба эти рода составляют монофилетическую группу (Мамонтова, 1972, 1980), что подтверждается также и идентичностью их кариотипов, включающих 2n=8. У видов *Eulachnus* с другими, более высокими хромосомными числами (2n=14, 30) происходили, по-видимому, фрагментации хромосом. В эволюции *E. brevipilosus* Börner с 2n=30 таких фрагментаций было не менее 22.

Род *Tuberolachnus* по своим морфологическим особенностям занимает промежуточное положение между Cinarinae и Lachninae: по строению крыльев тли *T. salignus* Gmelin сходны с первым подсемейством, но по многим другим при-

знакам — со вторым (Мордвилко, 1948; Мамонтова, 1980). Большинство афидологов помещают *Tuberolachnus* в подсемейство Lachninae, однако В. А. Мамонтова (1972) вслед за А. К. Мордвилко (1948) рассматривает его в составе Cinarinae, в ранге отдельной трибы Tuberolachnini. Хромосомные данные (у *T. salignus* 2n=20) не дают никакой информации о близости этого рода к той или другой группе, однако безусловно указывают на обособленность рода и подтверждают целесообразность выделения его в отдельный таксон надродового ранга (Мамонтова 1972, 1980). В пользу этого свидетельствуют также структурные особенности кариотипа (относительные размеры хромосом) у *T. salignus*, которые трудно «вывести» из кариотипов с более низкими хромосомными числами, свойственных другим Cinarinae. Также трудно представить себе и обратный процесс, т. е. образование низкохромосомного кариотипа Cinarinae из кариотипа *T. salignus*. Более того, столь глубокое кариологическое несходство рода с обоими подсемействами вместе с отмеченным выше морфологическим своеобразием может указывать на еще более высокий ранг этого таксона. Видимо, имеются достаточные основания установить для рода *Tuberolachnus* отдельное подсемейство.

Д. Райчаудхури и П. Дас (Raychaudhuri, Das, 1987) указывают в Индии для популяций *T. salignus* с *Pinus cassia* 2n=14, а для популяций с *Salix babilonica* 2n=22. Д-ром Р. Блэкмэном (Blackman, частное сообщение) высказано убедительное предположение, что вид ляхниды с *Pinus cassia* в Индии определен как *T. salignus* ошибочно. Во всех сборах Р. Блэкмэна из Англии, Ирана, Японии и той же Индии у *T. salignus* набор хромосом 2n=20. На соснах (*Pinus* sp.) живут тли рода *Cinarella* (по Р. Блэкмэну *Cinara*) с кариотипом 2n=14, а в Индии встречаются виды этого рода с Lachnus-подобными хоботками. В том же письме Р. Блэкмэном, высказано замечание, что дальневосточные виды тлей, обитающие на ивах и относимые к роду *Lachnus* (*L. salicis* Chakrabarti & Raha*, L. tatakaensis* Takahashi*, L. yunlongensis* G.-X. Zhang in G.-X. Zhang & Zhong), на самом деле могут принадлежать к роду *Tuberolachnus*, даже при отсутствии дорсального бугорка. Это замечание согласуется с утверждением (Мамонтова, 1999), что при появлении в мелу видов семейства Salicaceae заселение их общими с ляхнидами предками привело к формированию семейства Pterocommatidae. Живущие в настоящее время на ивовых ляхниды заселили ивовые намного позднее, во всяком случае после того, как полностью сформировались таксономически до рецентного состояния (например *T. salignus* в качестве вторичного хозяина при переходе к миграции, *Stomaphis longirostris* Fabricius).

В подсемействе Lachninae особый интерес представляет род *Stomaphis*, наиболее примитивный и, видимо, древний во всем семействе ляхнид (Мамонтова, 1980). Все 4 изученных представителя этого рода имеют множественные половые хромосомы типа $X_1X_1X_2X_2 : X_1X_20$. Изменчивость в числе хромосом у *S. aesculi* Takahashi (2n=15, 16, 20) объясняется, по-видимому, наличием В-хромосом (Blackman, 1986). У *S. japonica* Takahashi 2n=10 и X_2 намного короче, чем X_1 (Blackman, 1990).

В роде *Lachnus* у каждого вида свой кариотип, а у *L. tropicalis* van der Goot и у *L. roboris* Linnaeus обнаружен к тому же хромосомный полиморфизм, как межпопуляционный, так и по типу мозаицизма. Н. Мурамото (Muramoto, 1987) в качестве видового для *L. tropicalis* принимает 2n=14. Высокий уровень полиморфизма он объясняет наличием симбионтов, которые ранее были описаны у этого вида тлей (Ishikawa, 1985, цит. по Muramoto, 1987). У тлей *L. roboris* обнаружены множественные половые хромосомы. Однако у них, в отличие от *S. japonica*, X_1 и X_2 близки по размерам (Blackman, 1990). Этот факт убедительно свидетельствует о том, что фрагментации Х-хромосом в этих родах происходили независимо. В группе *L. roboris* 2n=7—17 — различное число на различных хозяевах. Под вопросом остается утверждение, что вид *Lachnus* на каштане (*Castanea*

sativa) есть *L. roboris* (Lampel, Burgener, 1987, p. 71), поскольку у ляхнусов с дубов (видимо, их тоже несколько видов) 2n=7, 9, 11, 15, 17, а у ляхнуса с каштана 2n=14, т. е. налицо репродуктивная изоляция. Видимо, *Lachnus castanea* Hille Ris Lambers сведен в синоним *L. roboris* напрасно. Поскольку у ляхнуса с дуба также обнаружено 14 хромосом, не является ли это следствием того, что *L. castanea*, отделившись от *L. roboris* и сохранив при этом сходный с ним состав энзимов (Lampel, Burgener, 1987), может сохранять трофическую связь с дубом.

Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов. — М. : Наука, 1978. — 198 с. — (Тр. ПИН АН СССР. Т. 165).

Мамонтова В. А. Попелиці — ляхніди. — Київ : Наук. думка, 1972. — 229 с. — (Фауна України; Т. 20, вип. 7).

Мамонтова В. А. Эволюция, филогенез, система тлей семейства ляхнид (Aphidinea, Lachnidae). Сообщения 1 и 2 // Вестн. зоологии. — 1980. — № 1. — С. 3—12; № 3. — С. 25—35.

Мамонтова В. А. Замечания к статье Ю. М. Рукавишникова «Опыт анализа кариологическим методом филогении надвидовых таксонов в сем. Lachnidae» // Вестн. зоологии. — 1991 а. — № 4. — С. 83—85.

Мамонтова В. А. О родовой принадлежности тли Eulachnus tamaricis (Homoptera, Lachnidae) // Вестн. зоологии. — 1991 б. — № 4. — С. 56—60.

Мамонтова В. А. Полиморфизм тлей (Homoptera, Aphidinea) в свете их эволюции // Вестн. зоологии. — 1999. — № 6. — С. 3—16.

Мордвилко А. К. Подотряд тли // Определитель насекомых Европейской части СССР. — М. : Сельхозгиз, 1948. — С. 191—205.

Принципы и методы зоологической систематики / Под ред. Л. Я. Боркина. — Л. : Изд-во АН СССР, 1989. — 233 с.— (Тр. Зоологического ин-та. Т. 206).

Расницын А. П. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. — М. : Наука, 1988. — С. 191—207.

Родендорф Б. Б. Филогенетические реликты // Тр. Ин-та морф. животн. — 1959. — Вып. 27. — С. 41—51.

Родендорф Б. Б. Основы систематики и филогении насекомых // Палеазойские насекомые Кузнецкого бассейна. — 1961. — С. 41—53. — (Тр. ПИН АН СССР. Т. 85).

Рукавишников Ю. М. О кариологии тлей с циклическим партеногенезом // Апомиксис у растений и животных. — Новосибирск : Наука, 1972. — С. 229—232.

Рукавишников Ю. М. Опыт анализа кариологическим методом филогении надвидовых таксонов в сем. Lachnidae. // Вопросы энтомологии Сибири. — Новосибирск : Наука, 1974. — С. 21—23.

Рукавишников Ю. М. Кариология и филогения дендрофильных тлей (Homoptera, Aphidoidea) // Кариосистематика беспозвоночных животных / Под ред. Л. А. Чубарева. — Л. : Изд-во Зоол. ин-та РАН. — 1979. — С. 20—24.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. — М. : Изд-во АН СССР, 1949. — Собр. соч., Т. 5 — 518 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. — М. ; Л. : Наука, 1966. — С. 1—50.

Тахтаджян А. Л. Подкласс хвойные, или пиниды (Pinidae). Общая характеристика // Жизнь растений. — М. : Просвещение, 1978. — Т. 4 — С. 317—319.

Тахтаджян А. Л. Происхождение цветковых растений // Жизнь растений / Под ред. В. О. Федорова. — М. : Просвещение, 1980 — Т. 5, ч. 1. — С. 103—112.

Шапошников Г. Х. Подотряд Aphidinea — тли // Определитель насекомых Европейской части СССР. — М. ; Л. : Наука, 1964. — Т. 1. — С. 489—616.

Шапошников Г. Х. Паразитическая специализация и филогения тлей // Пробл. зоологии. — Л. : Наука, 1976. — С. 87—89.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. — М. : Наука, 1968. — 451 с.

Beer de G. V. Archeopterix lithographica. — London, 1954.

Blackman R. L. Chromosome numbers in the Aphididae and their taxonomic significance // Syst. Entomol. — 1980. — **5**. — P. 7—25.

Blackman R. L. The Chromosomes of Japanese Aphididae (Homoptera), with Notes on the Cytological Work of Oryhay Shinji // Cytologia. — 1986. — **51**. — P. 59—83.

Blackman R. L. The chromosomes of Lachnidae // Acta Phytopathol. Hung. — 1990. — **25**, N 1—4. — P. 273—282.

Börner C. Europae centrales Aphides (Die Blattläuse Mitteleuropas) // Mitt. Thür. Bot. Ges. — 1952. — **3**. — 269 S.

Börner C., Heinze K. A. Aphidina — Aphidoidea // R. Sorauer. Handbuch der Pflanzenkrankheiten. — B. Y., 1957. — Teil 2. Aufl. 5. Lif. 4. — 402 S.

Czylok A. Phylogenetic concept of Tramini (Homoptera, Lachnidae) // Prace Nauk. Univ. Slask. w Katowice. — 1990. — N 1130. — 64 p.

Czylok A., Blackman R. L. A new species of Stomaphis (Homoptera: Aphidinea) from Czechoslovakia // Journal Nat. Hist. — 1991. — **25**. — P. 665—669.
Dollo L. Sur la philogenie des Dipneuster // Bull. Soc. belge geol. pal. et hydr. — 1895. — P. 79—128
Eastop V. F., Emden H. F. van. The Insect malerial // Aphid technology / Ed. H. F. Emden, van. — London ; New York : Academic Press, 1972. — P. 1—45.
Heie O. E. Studies on fossil aphids (Homoptera: Aphidoidea) // Spolia Zool. Mus. Haun. — 1967. — **26**. — 274 p.
Heie O. E. The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Danmark. VI. The family Aphididae // Fauna ent. scand. — 1995. — **31**. — 217 p.
Hennig W. Phylogenetic Systematics // Urbana — 1966. — 263 p.
Hille Ris Lambers D. Eotrama gen. nov. (Aphididae, Homoptera), a link between two aphid groups // Mitt. Schweiz. entomol. Ges. — 1969. — **43**(3) — P. 181—184.
Lampel G., Burgener R. The henetic relationships between Lachnid taxa as establish by enzymegel-electrophoresis // Proc. Int. Symp., Smolenice Czech., sept. 9—14, 1985. — The Hague Acad. Publ., 1987. — P. 71—95.
Mackauer M. Parasitological Data as an Aid in Aphid Classification // Canad. Entomol. — 1965. — **47**, N 10. — P. 1016—1024.
Muramoto N. On the Chromosome Polymorphisms and the Sex Determination Mechanism of the Chestnut Aphid, Lachnus tropicalis (Homoptera) // Proc. Japan Acad. Ser. B. — 1987. — **63**. — P 83—86.
Raychaudhuri D., Das P. L. Importance of Karyology in aphid taxonomy // Proc. indian Acad. Sci. (Anim. Sci.). — 1987. — **96**, N 5. — P. 461—467.
Remaudier G., Remaudier M. Catalogue des Aphididae du monde (Homoptera, Aphididae). — Paris : INRA, 1997. — 473 p.
Shelegiewicz H. Przeglad systematyczny mszyc Polski // Zesz. probl. Post. Nauk. Rol. — 1978. — **B**. — 40 p.
Shinji O. The evolutional significance of the chromosomes of the Aphididae // J. Morph. — 1931. — **51**. — P. 373—433.
Wojciechowski W. Studies on the systematic system of aphids (Homoptera, Aphidinea) // Prace Nauk. Univ. Slask. w Katowice. — 1992. — N 1269. — P. 7—75